

## Systematique et affinités continentales des *Jaera* (Isopodes, Asellotes) de l'île de Flores (Açores)<sup>1</sup>

par Michel VEUILLE \*

**Résumé.** — Deux espèces européennes d'eau saumâtre du genre *Jaera* ont colonisé les eaux douces de l'île de Flores. Toutes deux y sont différenciées, au moins au niveau subsécifique, par modification de leurs variants sexuels. A ce jour, *Jaera nordmanni guernei* A. Dollfus et *Jaera nordica insulana* n. ssp. sont les seuls représentants sympatriques connus de leurs espèces respectives.

**Abstract.** — Two european brackish-water species of the genus *Jaera* have colonised the Flores Island fresh-waters, where both are differentiated to the subspecies level at least, through alteration of their sexual characters. To date, *Jaera nordmanni guernei* A. Dollfus and *Jaera nordica insulana* n. ssp. are the only sympatric representatives of their respective species.

### INTRODUCTION

Les *Jaera* des Açores ont, dans la littérature scientifique, une histoire déjà longue et ancienne. Décrites par A. DOLLFUS (1889) sous le nom de *Jaera guernei*, elles sont utilisées par KESSELYAK (1938) pour la redescription de la *Jaera nordmanni* créée par RATHKE (1837) pour une forme de Crimée. Il se base alors sur l'identité qu'il reconnaît entre les échantillons açoréens et des *nordmanni* de Messemvria (Bulgarie). Mais en 1953, KARAMAN observe à son tour les exemplaires de DOLLFUS et les compare à des *nordmanni* de l'Adriatique. Il conclut au maintien d'une « forme » *guernei* distincte. LEMERCIER (1960, 1968) aboutit à une conclusion opposée et met en synonymie *guernei*, *balearica* (Margalef, 1952) et *nordmanni* qu'elle redécrit à partir d'exemplaires eorses.

A la confusion créée par ces avis contradictoires s'ajoute le fait que ces diverses redescriptions de la forme de RATHKE reposent sur des populations de provenances très diverses.

L'important matériel rapporté par le Pr Th. MONOD de l'île de Flores dans le cadre de l'expédition Biaçores permet de revoir cette question qui, par-delà son côté un peu byzantin, pose en fait le problème de la colonisation des archipels macaronésiens et de la parenté entre les formes insulaires et les formes continentales.

Il comporte deux formes. La première, bien qu'apparentée à la *Jaera* (n.) *nordmanni*

1. Résultats scientifiques de l'expédition Biaçores — Contribution n<sup>o</sup> 23.

\* Laboratoire de Génétique Évolutive du CNRS, 91190 Gif-sur-Yvette, France.

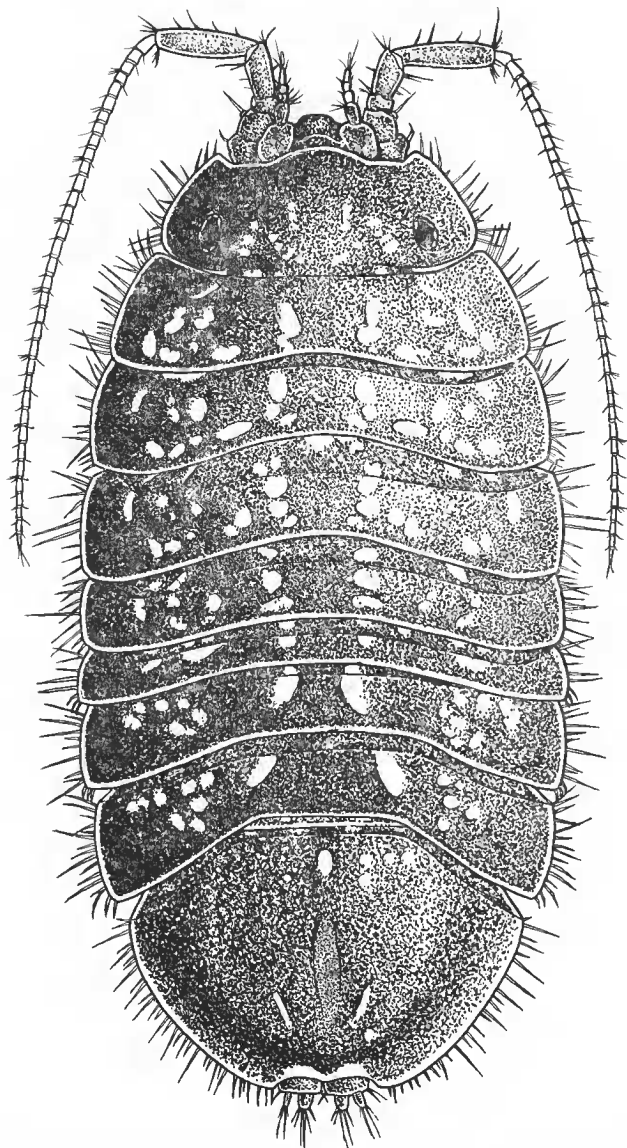


FIG. 1. — *Jaera nordmanni guernei* n. ssp. ♀ (longueur : 2,7 mm).

de LEMERCIER, présente d'incontestables particularités. La seconde est rapportée pour la première fois des Açores. Elle se rapproche de *Jaera* (*n.*) *nordica* Lemercier, 1958.

***Jaera* (*nordmanni*) *nordmanni guernei* A. Dollfus, 1889**

L'essentiel des échantillons correspond à la forme décrite par DOLLFUS. Leur longueur maximum est de 3,4 mm pour les mâles, 2,7 mm pour les femelles. Celles-ci (fig. 1), ont

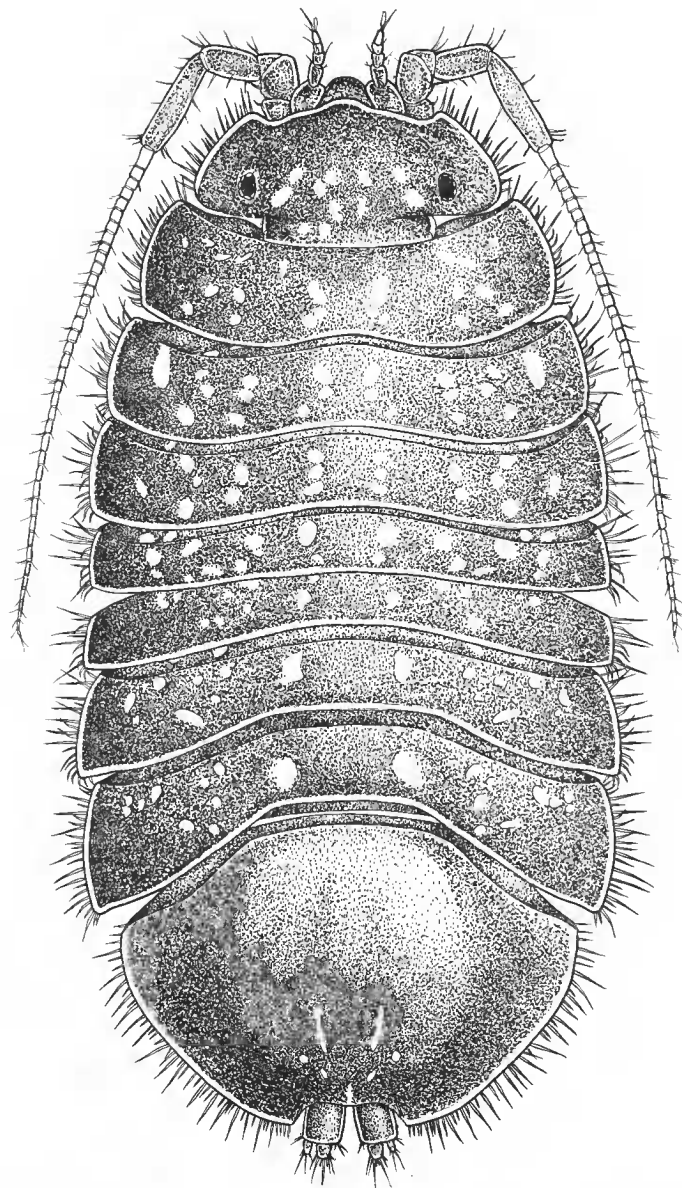


FIG. 2. — *Jaera nordmanni guernei* n. ssp. ♂ (longueur : 3,3 mm).

une forme ovale accentuée par l'élargissement des péréonites antérieurs lié à la formation de la chambre incubatrice. Les mâles ne diffèrent guère des femelles en début de maturité, puis s'en distinguent progressivement par un élargissement latéral croissant, affectant surtout la moitié postérieure du corps (fig. 2).

La pigmentation noire est très dense. Il n'y a pas de tache claire frontale ou médiane,

les seuls espaces dépigmentés restant les insertions musculaires et un fin liseré qui court le long des marges latérales : l'aspect général de cette coloration rappelle assez le phénotype « ultra-nigrum » de *Jaera albifrons* (C. Boequet, 1953).

L'ornementation latérale du corps est constituée de grandes et de petites soies en alternance (fig. 1 et 2) ; le lobe frontal est triangulaire.

*Antennules* (fig. 9 e) : La hampe est faite de quatre articles de longueur décroissante du premier au quatrième. Le flagelle ne possède qu'un seul article pourvu d'un aesthetasque unique.

*Antennes* : Le flagelle est composé de six articles ; l'écaille se réduit à une aspérité hémisphérique externe soudée au troisième article et surmontée d'une longue soie apicale. Le flagelle, d'une trentaine d'articles, est un peu plus long que la moitié du corps.

*Labre* (fig. 3 d) : Il est semi-circulaire et abondamment fourni de fausses soies.

*Mandibules* (fig. 3 a, b) : Leur palpe comprend trois articles. Le premier ne porte qu'une seule soie distale, le second, deux soies pectinées situées en regard des nombreuses soies verticillées de l'article distal. Le nombre de dents des processus incisifs est de cinq à six,

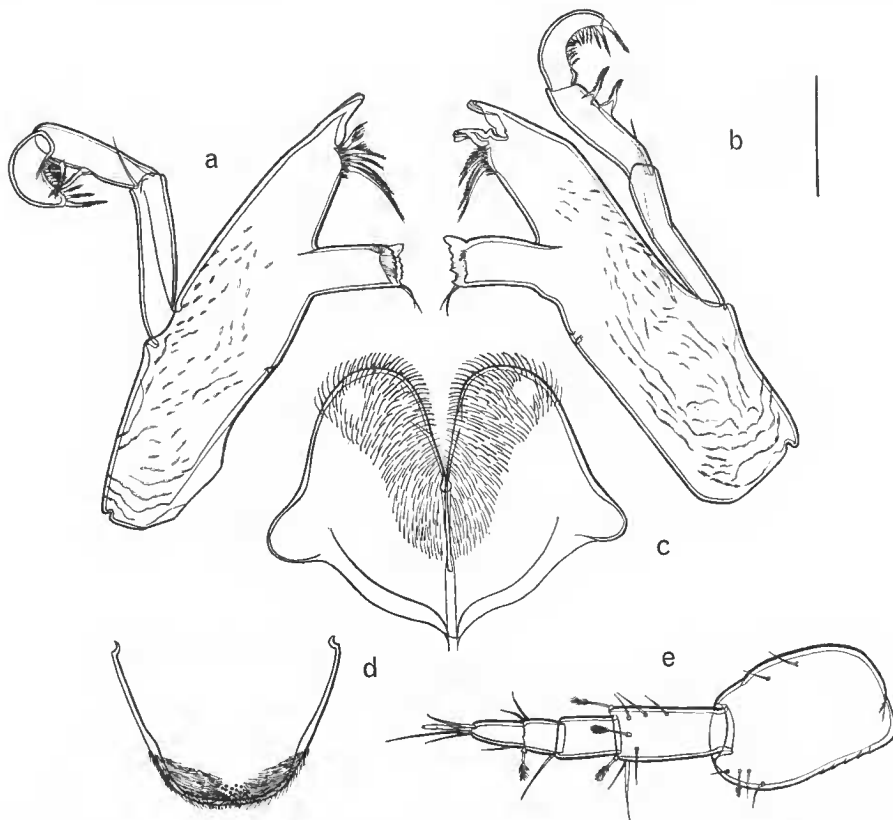


FIG. 3. — *Jaera nordmanni guernei* n. spp. ♂ : a, mandibule droite ; b, mandibule gauche ; c, paragnathes ; d, labre ; e, antennule (A<sub>1</sub>).  
(Échelle, 0,1 mm.)

eelui de la lacinia mobilis de quatre. Les spine-row comprennent généralement quatre soies à gauche, cinq à droite, et de nombreuses fausses soies. Outre une large et épaisse meule centrale, les processus molaires présentent une large dent plate antérieure et deux soies simples postérieures.

*Paragnathes* (fig. 3 e) : Ils ressemblent à ceux d'*albifrons* par leur extrémité distale nettement arrondie. Ils sont couverts sur la moitié de leur surface par de longues fausses soies convergeant vers l'axe médian, dont la section va s'accroissant vers l'extrémité distale des lèvres, leur donnant presque l'aspect de soies typiques. Ils sont flanqués postérieurement de deux muscles longs et fins (non dessinés), déjà figurés par LEMERCIER (1955) chez *albifrons*.

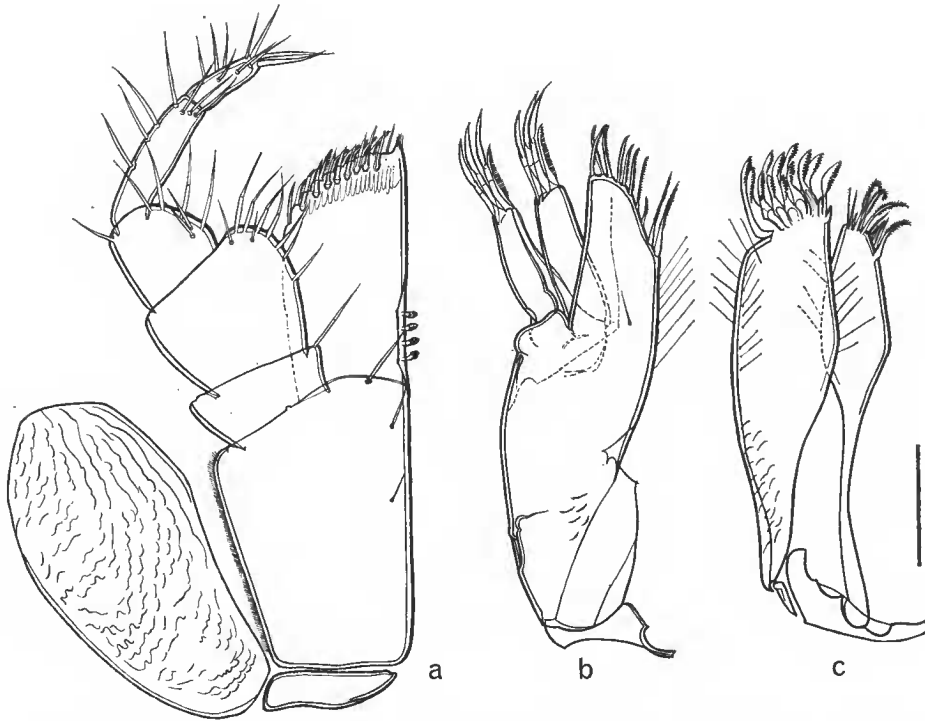


FIG. 4. — *Jaera nordmanni guernei* n. ssp. ♂ : a, maxillipède ; b, maxille (Mx2) ; c, maxillule (Mx1). (Échelle, 0,1 mm.)

*Maxillules* (fig. 4 e) : Leur basipodite est orné de douze soies apicales en forme de peigne, variant par la taille et le nombre des dents (8 à 20) ; le coxopodite est très réduit, le précoxopodite allongé et anguleux ; son endite présente distalement quatre soies verticillées et plusieurs fausses soies dont une touffe épaisse s'insère entre les deux soies les plus internes.

*Maxilles* (fig. 4 b) : Leur précoxopodite est plus long sur le bord interne. Le coxopodite montre deux longues soies verticillées à l'angle distal interne, et huit à douze soies pectinées dont les franges et un coude distal sont orientés vers l'axe médian. Les lobes du basipodite

ont une ornementation classique, constituée pour chacun de trois longues soies à fines expansions sur la moitié distale de leur longueur, et d'une soie plus courte pectinée sur toute son étendue.

*Maxillipède* (fig. 4 a) : Il n'y a pas de précoxopodite. Le coxopodite est de forme subquadrangulaire. L'épipodite s'élargit dans sa moitié distale et est fortement arrondi. Le basipodite présente un endite sur la moitié de sa largeur distale. Celui-ci est orné de cinq à huit soies droites et fortement enracinées dans l'article, et de soies verticillées courbes en nombre supérieur de 2 unités à celles-ci. Quatre à six érampons à cinq protubérances forment le rétinacle. Le palpe est constitué de cinq articles, dont les trois premiers sont très élargis.

Cette description complète des pièces buccales des *nordmanni*, valable pour les adultes, révèle quelques différences avec les *albifrons*, et surtout avec *hopeana* et *sarsi*. Leur morphologie est cependant constante chez *Jaera (n.) nordmanni*, et semblable chez *Jaera (n.) nordica*.

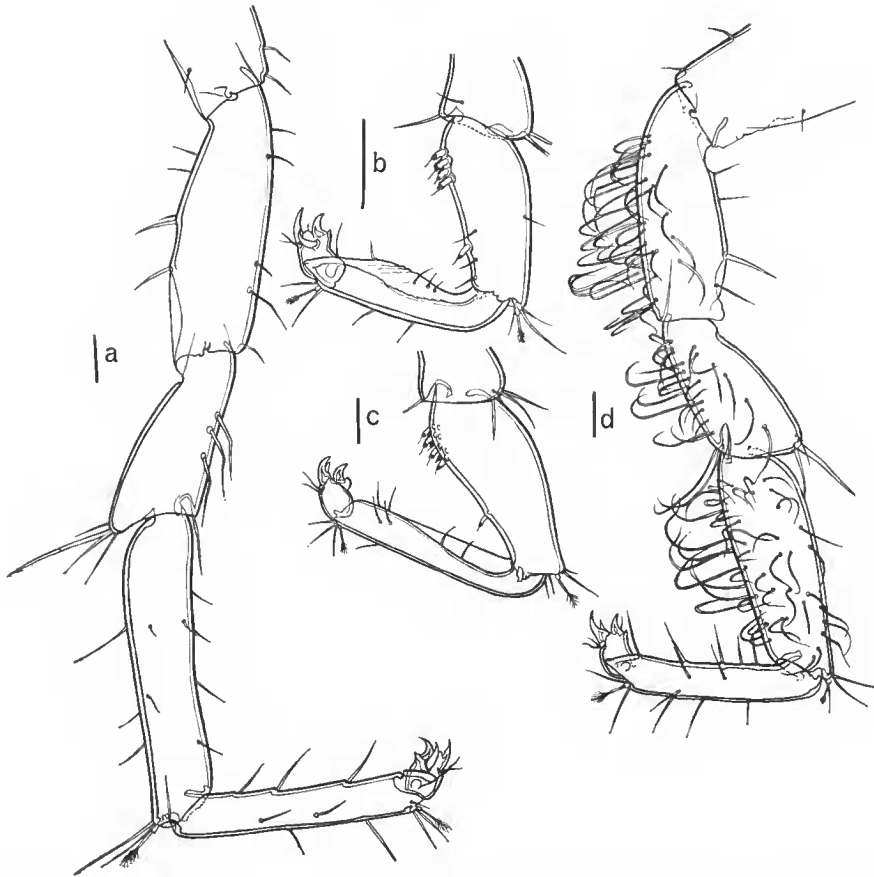


FIG. 5. — *Jaera nordmanni guernei* n. ssp. ♂ : a, péréiopode 7 ; b, péréiopode 4 ; c, péréiopode 4 ; d, péréiopode 2.  
(Échelle, 0,1 mm.)

*Péréiopodes 1, 2 et 3* (fig. 5 d) : De longues soies recourbées se développent sur les carpopodites, méropodites et ischiopodites des mâles matures ayant atteint une certaine taille. Ces caractères ne diffèrent guère de ceux des exemplaires corses.

*Péréiopodes 4 des mâles* (fig. 5 b, 5 c) : Ces appendices courts et trapus possèdent, comme chez les exemplaires méditerranéens, de fortes soies en forme de tubercules (« rübenartige Stacheln » de KESSELYAK) sur le bord interne du carpopodite, leur disposition est cependant originale. Chez les *nordmanni* typiques, ces phanères constituent une brosse d'un seul tenant qui s'étend sur une large partie de l'organe. Les épines des animaux des Açores se distribuent en deux îlots : le premier, proximal, compte six à huit épines portées par un très net élargissement de l'article. Une dernière épine isolée se dresse invariablement au tiers du bord distal d'un article fortement aminci. Cette disposition, retrouvée dans tous les échantillons caractérise aussi les exemplaires de DOLLFUS. C'est l'un de ceux-ci que KESSELYAK a représenté dans son mémoire. Le propodite est creusé en cuilleron sur la face en regard de ces ornémentations. L'épaississement des écailles du réseau interprismatique cuticulaire contribue à la rendre rugueuse.

*Péréiopodes 5 et 6* : Ces appendices sont dépourvus de variants sexuels.

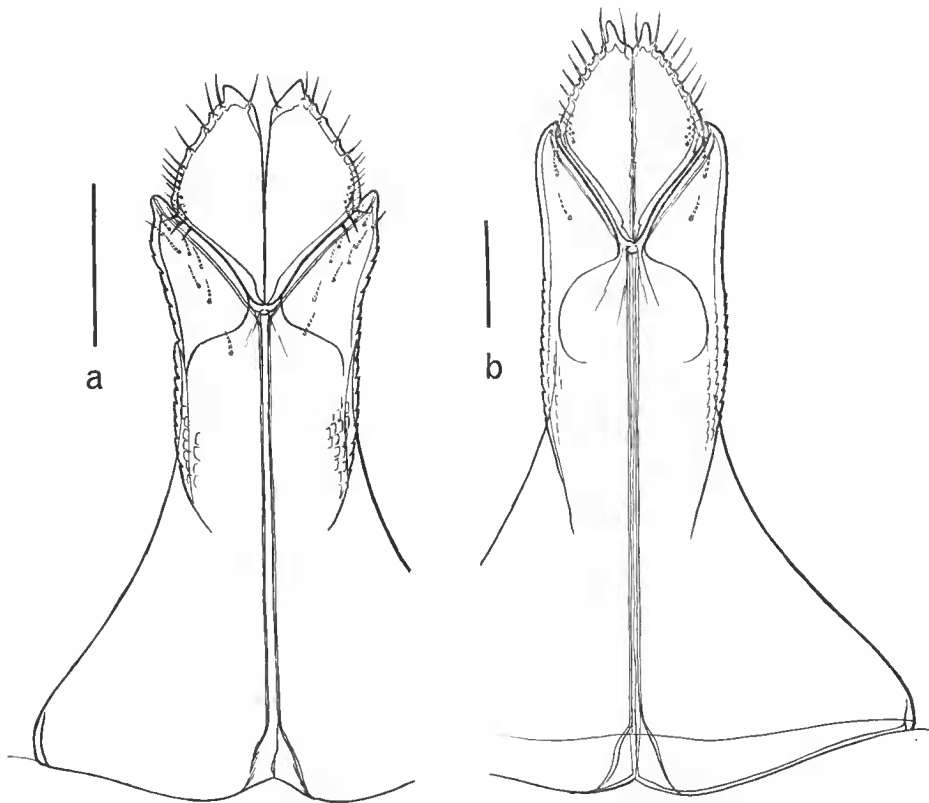


FIG. 6. — a, *Jaera nordmanni guernei* n. ssp. préopercule (pl. I, ♂) ; b, *Jaera nordica insulana* n. ssp. préopercule (pl. I, ♂).  
(Échelle, 0,1 mm.)

*Péréiopodes* 7 (fig. 5 a) : On notera simplement que quelques longues soies recourbées naissent sur le méropodite et l'ischiopodite de cet appendice chez les mâles.

Les péréiopodes des *Jaera* (*n.*) *nordmanni* des Açores sont assez allongés, à l'exception des péréiopodes 4 des mâles. Les appendices thoraciques des femelles ne présentent pas les formations sétigères décrites chez ceux-ci.

*Préopercule* (fig. 6 b) : L'importante monographie de LEMERCIER souligne l'intérêt de ce double appendice dans la systématique des *Jaera nordmanni* sensu lato. Le préopercule de ceux qui nous intéressent est incontestablement du type caractéristique des *Jaera* (*n.*) *nordmanni* décrits par cet auteur. Néanmoins, les animaux récoltés par le Pr. ΜΟΝΟD, comme ceux de DOLLFUS, possèdent des cornes incontestablement plus longues et plus recourbées vers l'intérieur. Les deux gouttières latérales qui mènent à ces protubérances sont ouvertes sur la face dorsale du préopercule. Les muérons terminaux sont longs et effilés comme le remarque KARAMAN ; certains échantillons contiennent cependant des mâles chez lesquels ces muérons sont larges, courts et tournés vers l'extérieur.

Les autres pléopodes ne diffèrent pas significativement des descriptions complètes données par KARAMAN et LEMERCIER.

Au terme de cette longue récapitulation systématique, deux caractères se dégagent pour marquer l'homogénéité et l'originalité des *Jaera* (*n.*) *nordmanni* de l'île de Flores. La distribution des épines des P 4 du mâle en deux îlots distincts, dont l'un constitué d'un élément unique, diffère manifestement des articles homologues figurés sur les dessins très lisibles de LEMERCIER pour les exemplaires corses, et de MARGALEF pour les exemplaires des Baléares. Ceci est peut-être lié à la forme plus élancée de l'ensemble des pattes marcheuses. Les cornes du préopercule offrent un caractère supplémentaire de diagnose. J'ai pu vérifier sur des exemplaires de Calvi conservés en élevage la validité de ces conclusions.

Il serait souhaitable de comparer ces animaux par des critères biologiques, les seuls déterminants en dernière instance. On admettra cependant, sur la base des données morphologiques, que les populations açoréennes s'intègrent dans l'espèce *Jaera* (*n.*) *nordmanni*, tout en différant à l'échelon subsppécifique des populations de la Méditerranée occidentale. Ces dernières, qui s'apparentent vraisemblablement à la forme de ΡΑΤΗΚΕ, représentent alors une sous-espèce *nordmanni*, tandis que ceux-là conservent leur dénomination de *guernei*, mais comme appellation subsppécifique.

D'abondantes récoltes de cette forme proviennent des multiples rivières qui descendent de la montagne tout autour de l'île. Les populations s'étendent des stations proches du littoral jusque dans l'intérieur des terres, atteignant une altitude de près de six cent mètres sur le plateau central.

#### ***Jaera* (*nordmanni*) *nordica insulana* n. ssp.**

Les spécimens rapportés pour cette forme sont beaucoup moins nombreux que pour l'espèce précédente : quatre échantillons contiennent une poignée de juvéniles et de jeunes adultes dont les variants sexuels secondaires demeurent inexprimés ou peu développés. Cependant, un prélèvement populeux de *nordmanni guernei* contient un mâle *nordica* de grande taille, ainsi que quatre femelles différant suffisamment du reste de l'échantillon pour en être écartées, la présence simultanée et en faible nombre de ces femelles et de ce mâle conduit à les attribuer provisoirement à une même espèce.



Cet unique mâle de grande taille, sur lequel repose la description qui suit, est engagé dans une exuviation. Ayant achevé sa demi-mue postérieure, il a encore la moitié antérieure du corps en stade D du cycle d'intermue : les appendices décrits ci-dessous ne correspondent donc pas à un même stade, et la taille de ce mâle, 2,6 mm, représente en fait une valeur intermédiaire entre ces deux états successifs.

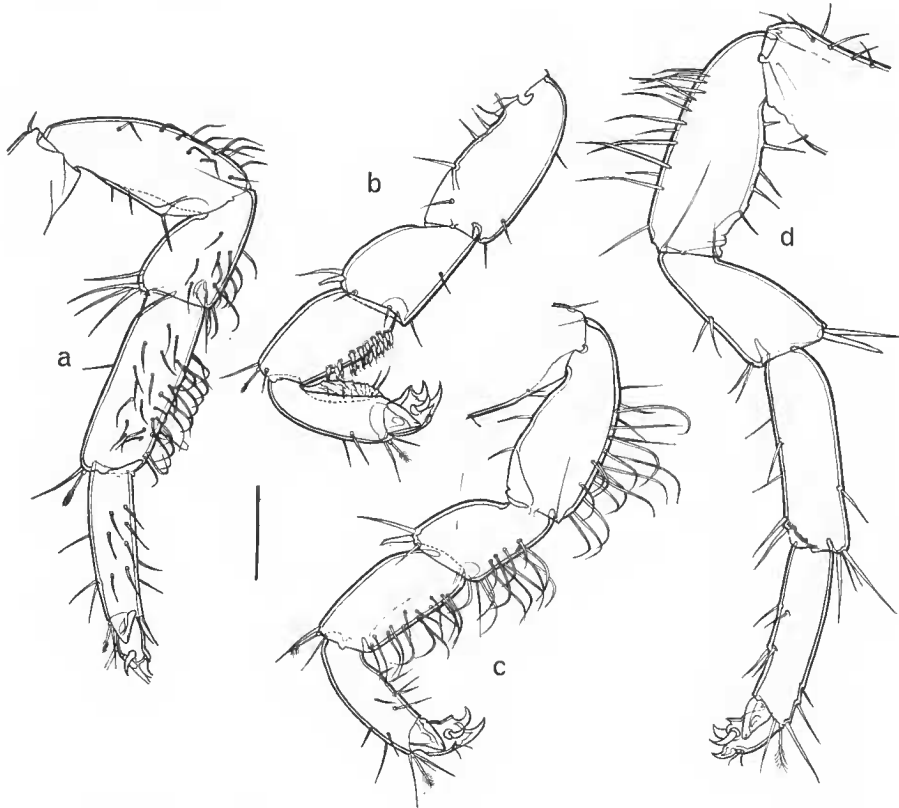


FIG. 7. — *Jaera nordica insulana* n. ssp. : a, péréiopode 2 d'une femelle de 2,8 mm ; b, péréiopode 4 mâle ; c, péréiopode 2 mâle ; d, péréiopode 6 mâle. (Échelle, 0,1 mm.)

*Péréiopodes du mâle* (fig. 7 b, e, d) : On retrouve sur ces appendices la garniture sétigère typique des *Jaera* (*nordmanni*) *nordica* Lemereier, 1958 : les trois premières paires sont abondamment garnies de longues soies recourbées du carpopodite à l'ischiopodite. Un alignement de longues soies parfois coudées se développe sur l'ischiopodite et le basipodite du péréiopode 7, mais aussi sur ceux des péréiopodes 6. La quatrième paire de pattes marcheuses voit un grand nombre de « rübenartige Staeheln » s'organiser en une frange serrée et continue le long du bord interne de son carpopodite, tandis que le propodite subit une déformation considérable au niveau d'une râpe profondément creusée. L'ensemble des péréiopodes du mâle se signale par une forme courte et épaisse, que ne suffit pas à expli-

quer la taille médiocre du spécimen. Cette tendance est encore plus accusée chez les jeunes mâles longs de 1,3 à 1,7 mm.

*Préopercule* (fig. 5 b) : Celui-ci est très proche de celui des *nordica* typiques, mais des variantes homogènes dans les échantillons des Açores l'en distinguent indiscutablement. Cet organe en forme de languette s'élargit dans sa portion distale pour donner deux cornes tournées vers les bords latéraux auxquelles mènent deux gouttières totalement refermées sur elles-mêmes. L'ornementation latéro-distale et ventrale du double appendice est beaucoup plus fournie que chez les autres espèces du groupe *nordmanni*. Trois soies additionnelles se trouvent en position dorsale, le long de la portion distale des gouttières latérales qu'elles enjambent. Les mucrons pointant à l'extrémité de l'appendice sont courts, larges et franchement tournés vers l'extérieur. Ils constituent la particularité la plus immédiate de cette sous-espèce.

*Péréiopodes des femelles* (fig. 7 a) : Les péréiopodes 4 à 7 ne méritent guère d'attention puisqu'ils se présentent sous l'aspect indifférencié propre à toutes les femelles de *Jaera*. Les trois premières paires possèdent par contre sur les carpopodites, méropodites et ischiopodites des soies recourbées. Manifestement homologues de celles du mâle, elles sont cependant plus courtes et assez brusquement coudées au niveau de leur anneau médian.

Les quatre femelles qui montrent ce caractère ont une taille de 2,5 à 2,8 mm. Trois sont ovigères, deux d'entre elles portant des embryons prêts à se libérer. La quatrième, récoltée au stade sans oostégites, a montré à la dissection des ovaires manifestement fonctionnels.

Aucun autre appendice n'a révélé de différence avec ceux des *nordmanni* typiques : il s'ensuit que les seuls caractères discriminants décrits intéressent des variants sexuels et n'autorisent pas à réunir en toute certitude les animaux des deux sexes au sein d'une même espèce.

On considérera donc comme seule définitive la description des mâles. Sur la base des critères morphologiques, ils s'inséreraient dans une forme géographique de l'espèce *J. (n.) nordica*, pour laquelle sera créée la sous-espèce *insulana*. Les rapports reproductifs potentiels de ces animaux avec ceux de la Manche, de même que le statut des femelles recevront leur confirmation de l'étude d'exemplaires vivants.

Les *J. nordica insulana* de la mission Biagores proviennent toutes de stations de *J. nordmanni guernei*, s'étageant de 75 à 25 m d'altitude. Cependant cette sympatrie n'est qu'apparente. Le mélange effectif des espèces sur le terrain n'affecte qu'un prélèvement sur cinq, laissant entrevoir un probable isolement écologique qui devra être précisé.

## DISCUSSION

Les trois espèces du complexe *nordmanni* sont les seules *Jaera* du groupe méditerranéen (qui comprend aussi *italica* et *schellenbergi*) à avoir colonisé les archipels macaronésiens, et il est maintenant établi qu'elles y sont parvenues toutes trois : à *Jaera (n.) massiliensis*, connue de Funchal (LEMERCIER, 1968) et *Jaera (n.) nordmanni*, déjà signalée à Florès, Santa Maria et São Miguel, s'ajoute aujourd'hui *Jaera (n.) nordica*, précédemment connue des côtes de la Manche (LEMERCIER, 1960 ; NAYLOR, 1971). Tout en restant peut-être capables de se croiser avec leurs souches-mères du continent, deux de ces immigrants

ont subi une différenciation locale qui me conduit à leur attribuer le rang de sous-espèces : *Jaera (n.) nordmanni guernei* et *Jaera (n.) nordica insulana*. Les populations açoréennes ont acquis par ce processus des caractères qui sembleraient anodins au premier abord. Une réflexion approfondie sur leur signification évolutive ne manque pourtant pas d'intérêt : ainsi, le motif d'ornementation des péréiopodes 4, très stable à l'intérieur de la super-espèce, semblable même à celui de *Jaera italica* (voir les dessins de KESSELYAK, 1938) et de *Jaera schellenbergi* (observation personnelle), subit ici, dans le cadre d'une même espèce, une altération non négligeable qui suppose un taux d'évolution plus rapide. La même considération vaut pour les soies ornant les péréiopodes des femelles *insulana* puisque de tels variants sont toujours l'attribut des mâles parmi les neuf espèces de *Jaera* qui les présentent. Ce caractère est d'autant plus inattendu que la fonction attribuée à ces brosses péréiopodales chez *albifrons*, à savoir la stimulation des femelles par un brossage introduisant la réceptivité au mâle, ne saurait être extrapolée aux femelles *insulana*. Il est à noter que si de telles différenciations sont fréquentes chez les Isopodes, c'est sans doute la première fois qu'elles sont signalées chez des femelles.

Les caractères de diagnose offerts au taxonomiste, qui reposaient, dans le cadre de la super-espèce, sur les caractères sexuels primaires ou sur des caractères plus « classiques », tels que la forme du lobe frontal, ou l'ornementation marginale du corps (LEMERCIER, 1960), sont ici remplacés par des altérations des variants sexuels secondaires.

Tel n'est pas le seul intérêt de deux espèces qui sont aussi le témoignage de la colonisation récente d'un milieu neuf.

Th. MONOD note (1971) : « On ne peut guère soulever un caillou immergé dans l'île de Flores sans y voir courir ce petit Isopode brun-noir : toute l'île semble colonisée, même en altitude et l'on peut s'interroger sur la cause d'un pareil succès : absence, peut-être, de compétiteurs ? Il n'y a ni Aselles, ni Gammares (...), ni d'ailleurs, semble-t-il, de poissons prédateurs capables de nettoyer la face inférieure des pierres ».

Il est certain que les *nordmanni* possèdent, sur les invertébrés dulçaquicoles continentaux, des avantages correspondant assez bien aux propositions nos 2 et 5 énoncées par CARLQUIST (1974) à propos de la colonisation des îles océaniques. La première est l'aptitude à la dispersion sur une large distance, dans l'eau marine pour ce cas précis : LEMERCIER (1960) note en effet l'étonnant maintien de populations de *nordmanni* en élevage dans l'eau de mer.

La capacité de s'établir dans l'île et de s'adapter aux conditions écologiques locales est l'autre facteur qui, grâce à une euryhalinité très poussée, a vraisemblablement permis aux *Jaera nordmanni* sensu lato de coloniser les eaux douces des Açores. PORA (1972) souligne l'importance des organismes saumâtricoles dans l'origine d'espèces nouvelles, par leur préadaptation à « migrer soit vers les eaux marines, soit vers les eaux douces ». De ces deux potentialités extrêmes illustrées par plusieurs espèces du genre *Jaera*, la seconde est mise en relief par les immigrants des Açores.

Divers aspect évolutifs tracent ainsi le destin des *nordmanni* de cet archipel et leur niveau subsppécifique vraisemblable les signale comme matériel de choix pour des études expérimentales.

Je remercie le Pr. Th. MONOD pour son aide dans la préparation du présent travail.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BOCQUET, C., 1953. — Recherches sur le polymorphisme naturel des *Jaera marina* (Fabr.) (Isopodes Asellotes). *Archs Zool. exp. gén.*, **90** : 187-450.
- DOLLFUS, A., 1889. — Description d'un Isopode fluviatile du genre *Jaera* provenant de l'île de Flores (Açores). *Bull. Soc. zool. Fr.*, **14** : 133-134.
- KARAMAN, S., 1953. — Über die *Jaera*-Arten Jugoslaviens. *Acta adriat.*, **5** (5) : 1-20.
- KESSELYAK, A., 1948. — Die Arten der Gattung *Jaera* Leach (Isopoda Asellota). *Zool. Jb. Abt. Syst. ökol. Geogr. Tiere*, **71** : 219-252.
- LEMERCIER, A., 1955. — Caractères morphologiques des pièces buccales de *Jaera marina* (Fabr.). *Mém. Soc. natn. Sci. nat. math., Cherbourg*, sér. 5, **47**, (7) : 86-95.
- 1958. — Sur l'existence d'un complexe *Jaera nordmanni* (Rathke) (Isopode Asellote). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris.*, **246** : 3687-3690.
- 1960. — La super-espèce *Jaera nordmanni* (Rathke) (Isopodes, Asellotes, Janiridae). *Crustaceana*, **1** (1) : 9-27.
- 1968. — Isopoda Asellota : Janiridae from the Azores. *Bolm Mus. univ. Funchal*, **23**, (99) : 30-31.
- MARGALEF, R., 1952. — Une *Jaera* dans les eaux douces des Baléares, *Jaera baleurica* nov. sp. (Isopoda Asellota). *Hydrobiologia*, **4** : 209-213.
- MONOD, Th., 1972. — Sur la distribution de quelques Crustacés Malacostracés d'eau douce ou saumâtre. XVIII<sup>e</sup> congrès international de Zoologie. Monte Carlo.
- NAYLOR, E., 1972. — British marine Isopoda. Academic Press, London, New York : 1-86.
- PORA, E., 1972. — Les eaux saumâtres comme milieu principal d'évolution des organismes marins. In : B. Battaglia, 5<sup>e</sup> *European Marine Biology Symposium*, Piccin Ed Padova : 1-10.
- RATHKE, H., 1837. — Beitrag zur Fauna der Krym. *Mém. Acad. imp. Sci. St Petersburg*, **3** : 388-390.

Manuscrit déposé le 12 janvier 1976.

*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3<sup>e</sup> sér., n° 415, nov.-déc. 1976,  
Zoologie 292 : 1327-1338.

Achévé d'imprimer le 28 février 1977.